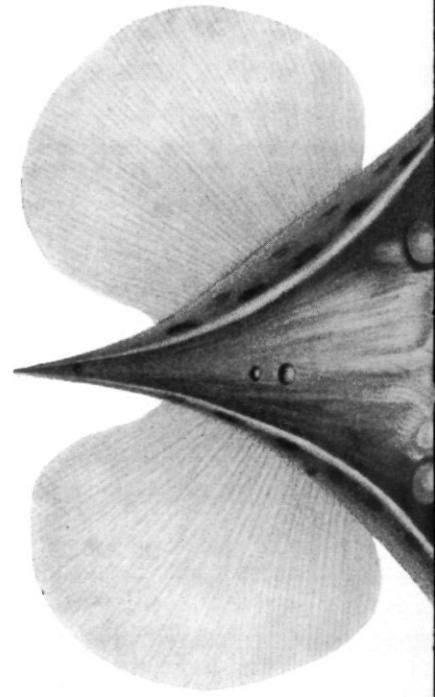


Watasenia scintillans (Berry), bathypelagische lichtgevende inktvis; lichaamslengte: ± 6 cm (naar M. Sasaki, 1914). Hij wordt voor consumptie gebruikt en tegenwoordig in diepvries in Europa ingevoerd.

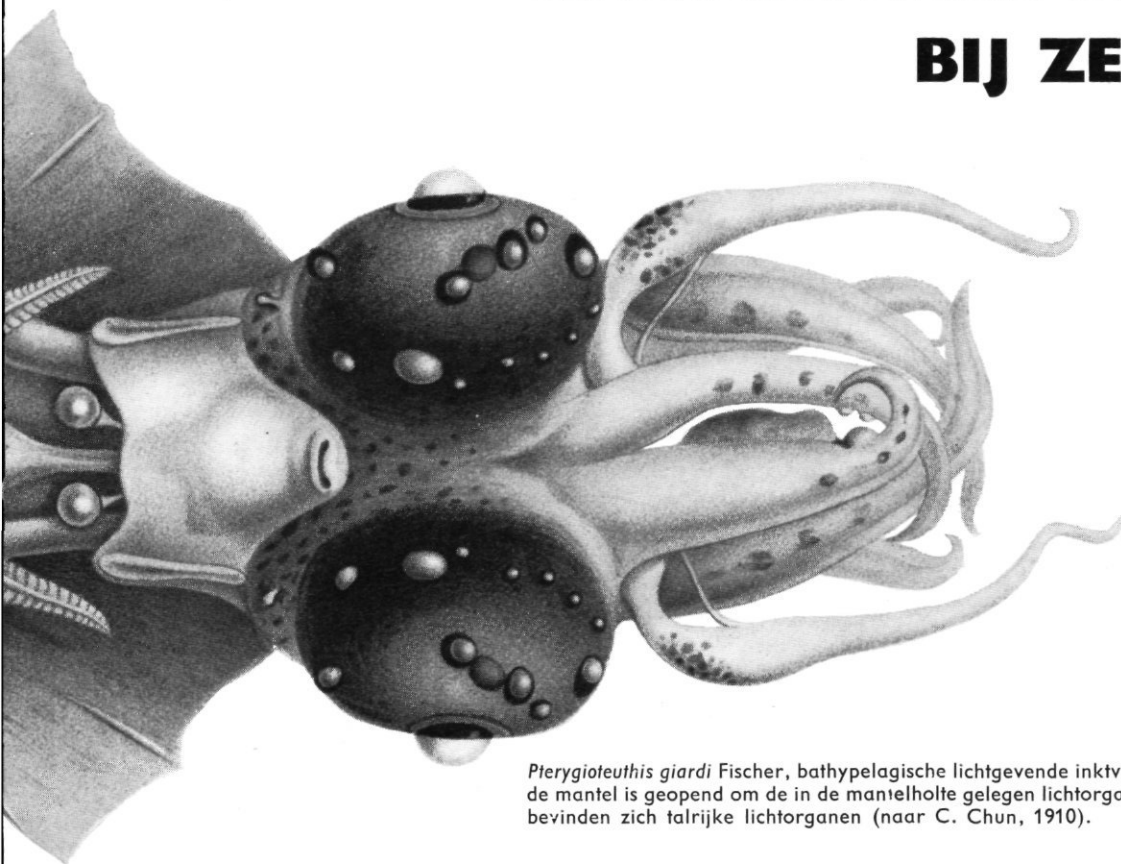


Het woord fosforescentie wordt gewoonlijk gebezigd om het lichtgevend vermogen van levende organismen en andere verschijnselen van lichtvoortbrenging zonder warmte aan te duiden. Het is juister om het woord fosforescentie alleen te gebruiken voor stoffen zoals fosfor, die in het donker licht geven nadat ze eerst de energie van bepaalde stralen geabsorbeerd hebben. Bij voorkeur spreken wij van bioluminescentie wanneer levende organismen licht voortbrengen, maar in dit artikel zullen wij het woord fosforescentie in zijn algemene betekenis gebruiken.

In onze moderne wereld, waarin alles kunstmatig verlicht is en wij ons, behalve wanneer we slapen, zelden in het duister bevinden, hebben weinig mensen de gelegen-

FOSFORESCENTIE EN LICHTGEVENDE ORGANEN BIJ ZEEDIEREN

Prof. Dr.
W. Adam



Pterygioteuthis giardi Fischer, bathypelagische lichtgevende inktvis ; lichaamslengte : $\pm 1,5$ cm ; de mantel is geopend om de in de mantelholte gelegen lichtorganen te tonen ; op de oogballen bevinden zich talrijke lichtorganen (naar C. Chun, 1910).

heid om verschijnselen van bioluminescentie waar te nemen. Wanneer men 's zomers buiten een avondwandeling maakt, ziet men soms in het gras een glimworm, die helemaal geen worm is, maar een kever waarvan het wijfje ongevleugeld is en het mannetje in de maand juni zijn lichtende nachtelijke vluchten maakt. Een enkele keer hebben wij de gelegenheid het lichten van de zee te bewonderen of in het bos een stuk vermolmd hout te ontdekken, dat een zwak schijnsel verspreidt, veroorzaakt door lichtgevende zwammen. Voor dat er ijskasten gebruikt werden, gebeurde het wel eens dat men in de kelder een lichtend stuk vis of vlees zag. Eén van mijn professoren in de dierkunde vertelde ons, dat hij als student een kamer gehuurd had bij

een slager. Toen hij laat op een avond door de onverlichte winkel binnenkwam, zag hij tot zijn verbazing dat al het vlees lichtgevend was. In deze gevallen is het noch de vis, noch het vlees dat lichtgevend is, maar zijn het lichtgevende bacteriën die zich op deze voedingswaren ontwikkelen zonder dat deze verrot behoeven te zijn.

Maar om ten volle te kunnen genieten van het onvergetelijke schouwspel van lichtgevende organismen in al zijn pracht moet men de warme lichtende zeeën bevaren, de sprookjesachtige nachtelijke vluchten van ontelbare lichtgevende insecten in een tropisch oerwoud kunnen bewonderen of de beroemde gloeiwormgrot in Nieuw Zeeland bezoeken.

Sinds Aristoteles hebben de geleer-

den zich met het probleem van de fosforescentie, die geheimzinnige eigenschap om licht voort te brengen, bezig gehouden. Aanvankelijk beperkten hun opzoekingen zich enerzijds tot de lichtvoortbrenging van dode stof van dierlijke of plantaardige oorsprong, zoals vis, vlees, zelfs menselijke lijken, ongewervelde dieren, hout, aardappelen, vruchten, enz., anderzijds tot het lichten van de zee of van zeedieren. Reeds in 1668 stelde de natuurkundige Robert Boyle vast, dat het lichten van vis of van hout afhankelijk is van de aanwezigheid van lucht ; nu weten wij dat zuurstof er de onontbeerlijke factor voor is. Pas na de uitvinding van de microscoop en vooral na de verbetering van dat instrument heeft men de oorzaak van dit lichten aan bacte-

riën of aan andere micro-organismen kunnen toeschrijven. In aansluiting aan zijn waarnemingen over het lichten van de zee, had Baker reeds in 1742 verondersteld dat het lichten van vis of vlees aan kleine diertjes toegeschreven moest worden, maar de meeste geleerden zochten de oorzaak in scheikundige reacties, welke de rotting en ontbinding van organische stoffen zouden begeleiden. Pas in 1853 wees Heller een organisme, *Sarcina lutea*, aan als oorzaak van het fosforiseren van vlees en schreef hij het lichten van vochtig hout toe aan het mycelium van een zwam, *Rhizomorpha noctiluca*. Sindsdien zijn de opzoekingen op het gebied van de bioluminescentie ononderbroken voortgezet.

Tegenwoordig weten wij dat de fosforescentie van onze voedingswaren of van dieren heel vaak haar oorsprong vindt in lichtgevende bacteriën. Bij levende dieren kan hun associatie met bacteriën zich onder verschillende vormen voordoen. In bepaalde gevallen infecteren deze bacteriën het dier als een parasitaire ziekte en kunnen zij het zelfs doden. Maar meestal leven de bacteriën in symbiose met hun gastheer, in bepaalde klieren of in soms zeer gespecialiseerde organen, de fotoforen. Deze bacteriën kunnen in het laboratorium geïsoleerd en gekweekt worden op kunstmatige voedingsbodems. Zij kunnen gebruikt worden om kleine hoeveelheden zuurstof aan te tonen, bij voorbeeld bij opzoekingen over de fotosynthese van planten, of om de ondoorlaatbaarheid van bacteriologische filters te controleren. Men heeft zelfs voorgesteld ze te gebruiken voor de verlichting van bewaarplaatsen van ontplofbare stoffen. Het lichten van bacteriën schijnt geen biologisch belang voor deze organismen te hebben; het is een verschijnsel dat zijn oorsprong heeft in hun stofwisseling maar dat hiervoor niet onontbeerlijk is. Men vermoedt dat de lichtvoortbrenging afhankelijk is van twee scheikundige stoffen, luciferine en luciferase, welke in aanwezigheid van zuurstof met elkaar reageren. De aanwezigheid van zuurstof schijnt altijd onontbeerlijk te zijn, maar andere factoren kunnen de voortbrenging van licht begunstigen of verhinderen. Wanneer het lichten van een levend

dier ononderbroken plaatsheeft, is het meestal aan bacteriën toe te schrijven; indien het met tussenpozen optreedt en zich slechts na prikkeling van het dier openbaart, is het 't dier zelf dat licht produceert. Het lichten van de zee is sinds onheuglijke tijden door alle zeevaarders waargenomen, vooral door hen die warme zeeën bevoeren. De oorsprong van dit lichten is heel lang raadselachtig gebleven.

In de 18^e eeuw schreef Benjamin Franklin het aanvankelijk toe aan de wrijving van zoutmoleculen welke electrische vonken zou veroorzaken.

Later verwierp hij deze hypothese ten gunste van de mogelijkheid dat het aan kleine diertjes toe te schrijven zou zijn. Verschillende reizigers hadden vastgesteld dat, indien men zeewater door een doek filterde, deze laatste lichtgevend werd, terwijl het gefiltreerde water zijn lichtgevend vermogen verloor. Het bleek inderdaad dat het lichten van de zee in de eerste plaats veroorzaakt wordt door eencellige micro-organismen, Radiolariën en Dinoflagellaten. Van deze laatste groep was de zeevonk, *Noctiluca*, die een doorsnede van 0,5 tot 1 millimeter kan bereiken, reeds in 1753 door Baker waargenomen, maar kleinere vormen werden pas in de 19^e eeuw ontdekt, toen de microscopen voldoende geperfectioneerd waren om ze waar te nemen. De Dinoflagellaten ontwikkelen zich soms in zulke grote hoeveelheden in de zee dat ze deze rood of geel kleuren. Ze kunnen in hoge mate giftig zijn en een grote sterfte onder de vissen veroorzaken. Soms zijn ze zelfs gevaarlijk voor de mens indien hij mosselen eet die zich met deze micro-organismen gevoed hebben, of wanneer langs de kusten de wind het zeeschuim het land inblaast en ze door de luchtwegen in het menselijk organisme binnendringen. In tegenstelling tot de bacteriën, die ononderbroken fosforiseren, lichten de Dinoflagellaten uitsluitend gedurende de nacht en pas na een mechanische prikkel. Ik herinner mij, dat ik gedurende een reis met de Mercator 's nachts plankton gevestigd had en dat het net op het dek te drogen hing. Iedere keer als men het nog vochtige net aanraakte begon het plotseling te lichten. Naast dit lichten van de zee, dat

door microörganismen veroorzaakt wordt, bestaan er talrijke lichtgevende dieren in bijna alle klassen van het dierenrijk. Hun licht vermengt zich met dat van de micro-organismen, dat men aan de oppervlakte van de zee waarneemt, of het schittert in de diepten waar weinig mensen de kans krijgen het te bewonderen.

Onder de holtedieren zijn vele soorten poliepen, kwalen, buiskwalen, Gorgonariën, Alcyonariën en Pennatulariën lichtgevend, maar het lichtgevend vermogen schijnt te ontbreken bij koralen en zeeanemonen. Sinds Plinius is het fosforiseren van kwalen, die door deze schrijver "zeelongen" genoemd werden, door vele natuuronderzoekers waargenomen en bestudeerd. Het lichten treedt slechts na een prikkel op. Hetzelfde geldt voor lichtgevende poliepen die pas sinds het begin van de 19^e eeuw waargenomen werden. Evenals de Radiolariën kunnen kwalen ook in afwezigheid van zuurstof licht voortbrengen. In sommige gevallen heeft men de afscheiding van een lichtende stof door de klieren van de huid van deze dieren vastgesteld.

Waarschijnlijk zijn alle ribkwalen lichtgevend, maar uitsluitend 's nachts. Bij deze doorzichtige dieren schijnen de fotogene cellen de geslachtsorganen te omgeven.

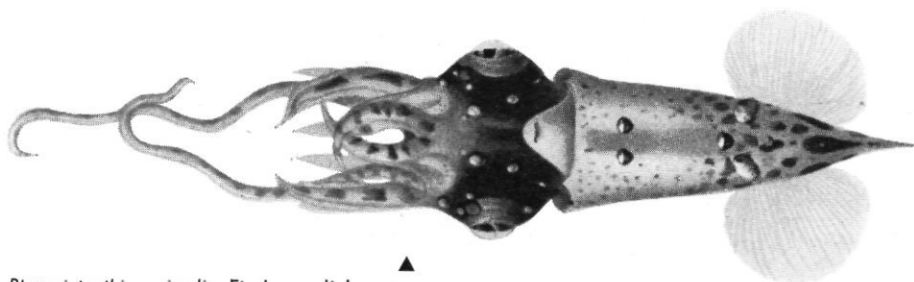
Bij verschillende groepen wormen treffen wij lichtgevende soorten aan, zoals de pelagische gelede wormen van het geslacht *Tomopteris*, wier lichtorganen zich op de parapodiën bevinden. Het verschijnsel treedt ook op bij Chaetopteriden, die in kokers in het zand leven en een lichtend slijm afscheiden. Aangezien palingen zich met deze wormen voeden door ze uit hun koker te trekken, vermoedt men dat het lichten dient om hun vijanden af te schrikken.

Bij weekdieren vinden wij niet alleen verschillende vormen van lichtproductie, maar ook lichtgevende organen, die vaak even ingewikkeld gebouwd zijn als die van de vissen. De Nudibranchia, schelploze weekdieren die met hun fantastische vormen en prachtige kleuren tot de fraaiste organismen behoren, bezitten soms fotogene cellen in hun huid.

Onder de Bivalvia (tweekleppigen) zijn de lichtgevende organen van

Abraliopsis morisii (Vérany), lichaams-
 lengte: ± 2 cm (naar C. Chun, 1910).

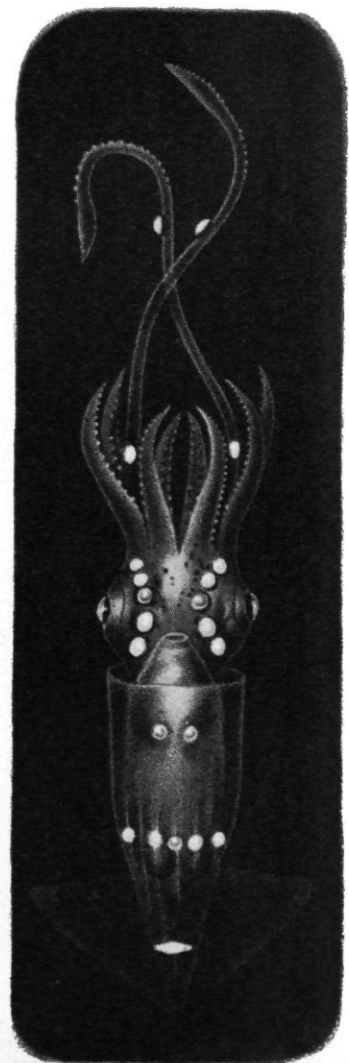
Bathypelagische lichtgevende inktvissen



Pterygioteuthis giardi Fischer, lichaams-
 lengte: 1,2 cm (naar C. Chun, 1910).

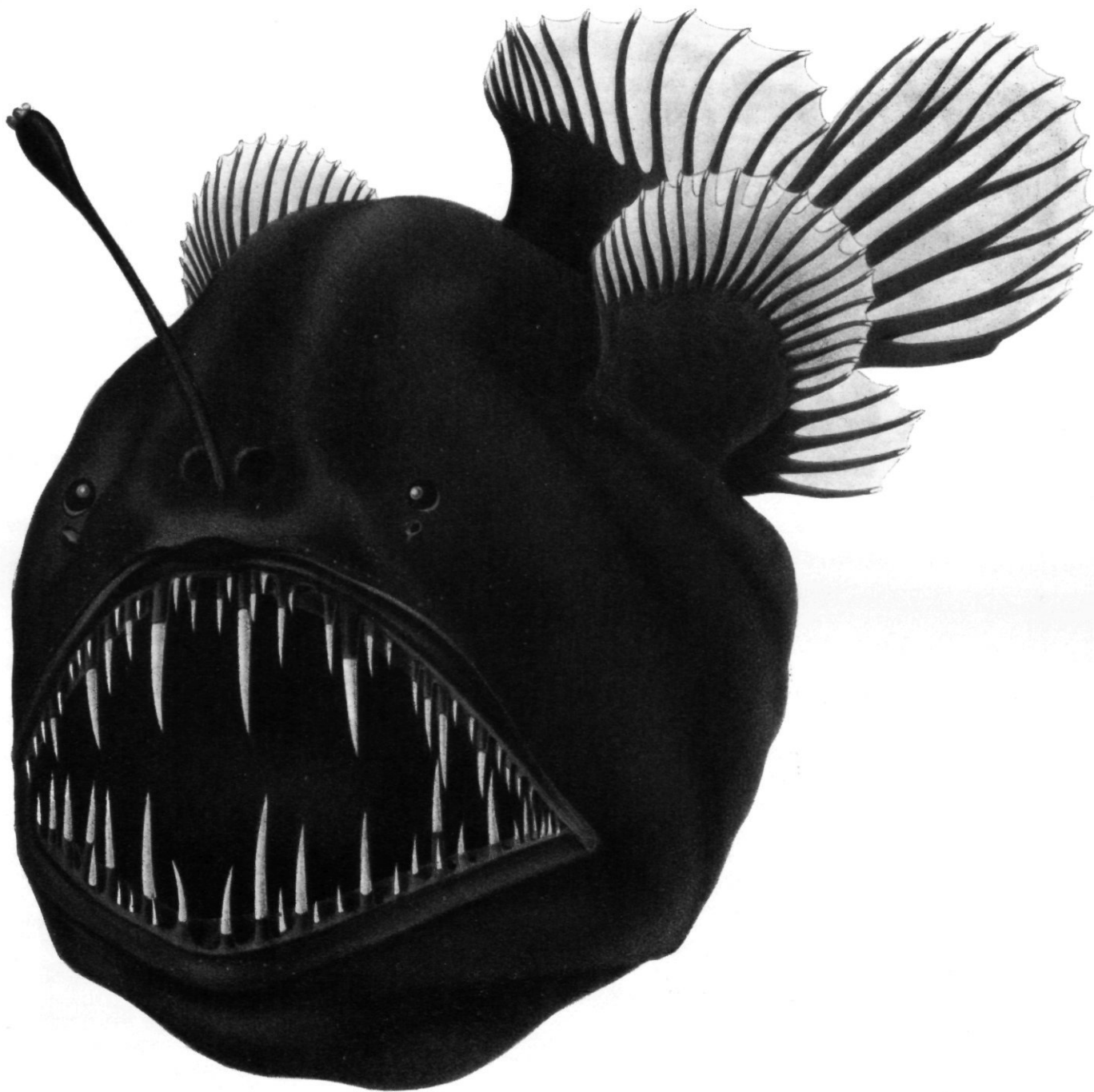


Histiototeuthis sp., jong exemplaar met een
 lichaamslengte van ± 6 mm (naar C. Chun,
 1910).



Thaumatomolampas diadema Chun, lichaams-
 lengte: 8 cm (naar C. Chun, 1910).

Melanocetus krechi Brauer, diepzeevis die met de zeeduivel verwant is en aan het uiteinde van het uitsteeksel van de rugvin een lichtorgaan bezit; lichaamslengte: 4,5 cm (naar A. Brauer, 1906-1908).



Calliteuthis hoylei (Goodrich), bathypelagische inktvis; microscopische lengtedoorsnede door een lichtorgaan van $\pm 0,7$ mm (naar C. Chun, 1910); chr. = chromatofoor; c.sq. = schubvormige cellen van de reflector; l. = lens; n. = zenuwen; pg. = pigment; phot. = lichtgevend weefsel; refl. = reflector; spec. = spiegel; x. = bindweefsel.

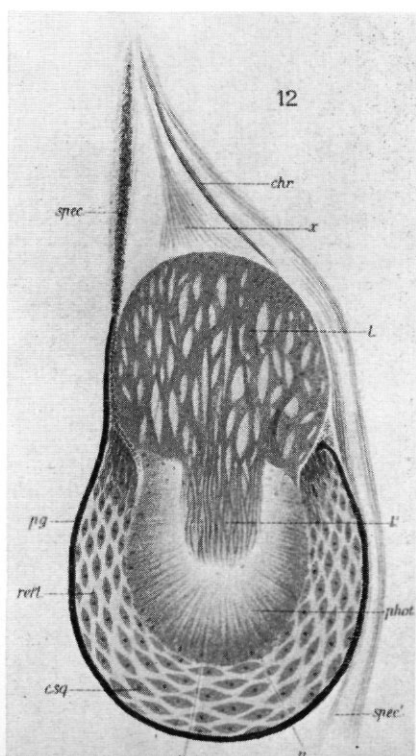
de boormossel *Pholas dactylus*, die zijn holen in rotsen boort, reeds door Plinius waargenomen. De beroemde Franse natuurkundige Réaumur wijdde er in 1723 een verhandeling aan en bevestigde de vaststelling van Plinius, dat het lichtende vocht van dit dier de mond en de handen van hen die het eten verlicht. Indien het levende dier gestoord wordt, spuit het een lichtend slijm uit zijn ademhalingsbuis. Maar in de groep van de inktvissen is het lichtgevend vermogen het meest verbreid en ontwikkeld. Hoewel ze tot de weekdieren behoren, zijn de inktvissen het nauwst verwant met de gewervelde dieren wat de ontwikkeling van hun zenuwstelsel, de snelheid van hun bewegingen en de volmaakte bouw van hun ogen betreft. Sommige soorten kunnen enorme afmetingen bereiken, hun tentakels zijn soms meer dan tien meter lang, en zij hebben vaak aanleiding gegeven tot verhalen over "zeemonsters". Het lichten van deze dieren kan zich op drie verschillende wijzen voordoen. In het eerste geval, dat wij vooral bij *Sepiola* en *Loligo* aantreffen, is er een samenleving met lichtgevende bacteriën welke in één of twee klieren huizen, die zich in de mantelholte vlak bij de inktzak bevinden. Hoewel deze klieren altijd aanwezig zijn, kunnen de bacteriën en bijgevolg het lichten ontbreken bij sommige exemplaren van een zelfde soort. In het tweede geval kan het

dier een lichtgevend afscheidingsprodukt voortbrengen. Wij vinden dit bij één enkele abyssale soort, *Heteroteuthis dispar*, waarbij deze stof afkomstig is uit een dubbele bij de anus gelegen klier. Alleen wanneer het dier gestoord wordt, spuit het zijn lichtende stof uit. Bij de meeste inktvissen spuit het gestoorde dier een inkt uit, welke zich in het water verspreidt als een rookscherm waarachter het dier de vlucht neemt door een achterwaartse verplaatsing. *Heteroteuthis* bezit een kleine inktzak waaruit een geringe hoeveelheid inkt gespoten kan worden. Aangezien deze inkt in het donker geen enkel nut heeft, veronderstelt men dat hij vervangen wordt door de lichtende afscheiding om de aandacht van een vijand af te leiden. Ten slotte bezitten vele inktvissen echte fotoforen met een intracellulaire lichtvoortbrenging, waarvan slechts weinige onderzoekers het geluk hebben gehad ze in werking te zien. Aangezien deze pelagische soorten vaak meer of minder doorschijnend zijn, zou een waarnemer, die met een bathysfeer of een bathyscaaf naar de diepte gaat, eventueel het lichtspel kunnen bewonderen zonder de vorm van het dier te onderscheiden. Gedurende de Valdivia-expeditie heeft C. Chun gelegenheid gehad een van de mooiste soorten, *Thaumatomolampas diadema*, die op een diepte van 3000 meter gevangen was, levend waar te nemen. Dit dier bezit vijf fotoforen op de onderkant van elke oogbol, acht op de buikzijde van zijn lichaam in de mantelholte en twee paar op zijn vangarmen. De middelste oogfotoforen schitterden met een ultramarijn-blauw licht, de zijdelingse met een parelglans; de voorste lichaamsfotoforen verbreidden een robijn-rood licht, de achterste een wit of parelachtig schijnsel, behalve de middelste die hemelsblauw was. De meerderheid van de talrijke soorten die fotoforen bezitten zijn nooit levend waargenomen. Deze organen, waarvan men nochtans vermoedt dat ze lichtgevend zijn, kunnen zich op de kop, de armen, de ogen, de mantel en zelfs binnen in de mantelholte bevinden, doorgaans aan de onderkant van het dier.

Het microscopisch onderzoek van deze fotoforen onthult een soms zeer gecompliceerde bouw: het

fotogene weefsel is naar de binnenkant van het lichaam omgeven door een soort reflector, begrensd door een scherm van zwart pigment dat hem van de onderliggende weefsels scheidt, terwijl zich boven het fotogene weefsel een of meer lenzen bevinden die het licht concentreren; het geheel is van buiten bedekt met chromatoforen die de lichtbundel doorlaten wanneer ze zich samentrekken en het afschermen wanneer ze zich ontspannen. Soms zijn deze organen heel klein, verborgen in het huidweefsel, en zijn ze lang aan de aandacht ontsnapt totdat men bij toeval hun lichtgevend vermogen opmerkt. Voor zoverre ze bij het levende dier bestudeerd zijn, treden al deze organen slechts in werking na een prikkel. Hun betekenis is onbekend, misschien dienen ze om een prooi aan te lokken, om de omgeving te verlichten, om het de geslachten mogelijk te maken elkaar te vinden, of om een vijand af te schrikken, maar niets hiervan is met zekerheid bekend. Een andere soort, *Watasenia scintillans*, die de diepten van de Japanse zeeën bewoont, komt in het voorjaar naar de oppervlakte om zich voort te planten. In deze periode vangen de vissers er ieder jaar 1000 ton van die ze gebruiken als mest.

Onder de schaaldieren kunnen sommige soorten lichtgevend zijn als gevolg van een bacteriële infectie die hen trouwens kan doden. Anderen, zoals de Copepoden en Ostracoden, brengen zelf licht voort. Deze laatsten zijn kleine kreeftjes, voorzien van een tweekleppig schelpje dat hun gehele lichaam bedekt. Reeds in 1760 had Godeheu de Riville deze diertjes afgebeeld, die de oorzaak waren van het lichten van de zee dat hij in 1754 in de Indische Oceaan waargenomen had. Het lichten is afkomstig van de afscheiding van een in de kop gelegen klier. Aan soorten van het geslacht *Cypridina* zijn talrijke publicaties gewijd, vooral van de hand van E.N. Harvey, die tientallen jaren besteed heeft aan het bestuderen der bioluminescentie. Deze dieren geven niet alleen gedurende hun leven licht, maar in gedroogde toestand kunnen ze zelfs na dertig jaar weer lichten als men ze bevochtigt. Gedurende de laatste wereldoorlog gebruikten Japanse zee-officieren gedroogde *Cypridina's* die ze



in de palm van hun hand bevochtigen om in het donker berichten te lezen als iedere andere lichtbron door de vijand gezien had kunnen worden. Het licht, dat geproduceerd wordt door de afscheiding van deze diertjes, die slechts 2 tot 3 millimeter groot zijn en in gedroogde toestand een milligram wegen, is nog zichtbaar wanneer men de stof in 400 miljoen delen water verdunt. Voor het lichten zijn de twee stoffen luciferine en luciferase benevens de aanwezigheid van zuurstof noodzakelijk. De luciferine oxydeert altijd in aanwezigheid van zuurstof, maar brengt slechts licht voort als er ook luciferase is; in dat laatste geval is het proces onomkeerbaar.

Echte fotoforen zijn bij enkele garnalen beschreven die soms eveneens een lichtende afscheiding voortbrengen zoals we die bij de inktvis *Heteroteuthis* vermeld hebben en die waarschijnlijk dient om een aanvaller af te schrikken of op een dwaalspoor te brengen.

Enkele soorten stekelhuidigen, vooral slangsterren, bezitten fotocyten.

Onder de ongewervelde dieren zijn er ten slotte de pelagische manteldieren. De kolonies van *Pyrosoma*, die tot 4 meter lang kunnen worden, leveren een der fraaiste schouwspelen van luminescentie. Sommige schrijvers hebben dit aan de aanwezigheid van bacteriën in speciale organen toegeschreven. Het feit dat het lichten slechts na een prikkel optreedt en andere argumenten van fysiologische en biochemische aard zijn echter in tegenspraak met de hypothese van een bacteriën-symbiose.

Van de gewervelde dieren vertonen alleen de vissen talrijke gevallen van bioluminescentie, vooral de diepzeesoorten waarvan 60 % fotoforen bezitten. Bij hen zijn dit zeer ingewikkelde organen, zoals wij die bij de inktvissen vermeld hebben en welke fotogene weefsels bevatten, terwijl bij soorten, die aan de oppervlakte of in gemiddelde diepten leven, organen met lichtgevende bacteriën voorkomen. In dit laatste geval staan deze organen in open verbinding met de buitenwereld zonder dat er echter een lichtende afscheiding plaatsheeft. Hoewel in gevallen van bacteriën-symbiose de lichtproductie ononderbroken plaatsheeft, kan het dier het lichtgevend orgaan soms verduisteren, zoals bij

Photoblepharon palpebratus die onder het grote lichtorgaan, dat onder ieder oog ligt, een huidplooi bezit. Dat soort ooglid kan het orgaan geheel bedekken. Bij een verwante vis, *Anomalops*, is het verduisteringsmechanisme geheel anders: het lichtorgaan, dat beweeglijk is als een oog in de oogkas, kan naar onderen gedraaid worden totdat zijn opening verborgen is door het pigment van die holte. Volgens de inboorlingen van Banda, in de Molukkenzee, waar deze vissen leven, dienen deze organen als schijnwerpers en om een prooi aan te lokken. De vissers snijden ze uit en gebruiken ze als lokaas wanneer ze 's nachts vissen.

In een andere groep van families van vissen, de *Pediculati*, waartoe de zeeduivel van onze streken behoort en die ook hengelaarsvissen genoemd worden, is de eerste straal van de rugvin, welke zich juist boven de enorme muil bevindt, omgevormd tot een lang beweeglijk uitsteeksel. Bij diepzeesoorten is het opgezwollen uiteinde van dit uitsteeksel, dat dient om een prooi aan te lokken, van een lichtgevend orgaan voorzien. De wijfjes van deze vissen zijn soms een meter lang, maar de mannetjes zijn veel kleiner en leven vaak als parasiet vastgehecht aan het lichaam van het wijfje; zulke mannetjes bezitten geen lichtorganen.

Hoewel talrijke soorten vissen lichtorganen bezitten, waarvan de anatomie en de histologie uitvoerig beschreven zijn, is slechts heel weinig bekend over hun fysiologie aangezien diepzeevissen zelden hun vangst overleven.

Zoals wij in het voorgaande vermeld hebben, schijnt de lichtvoortbrenging van zeedieren niet altijd een biologisch belang te hebben. In sommige gevallen is het waarschijnlijk een bijkomstig verschijnsel in verband met de stofwisseling van het dier.

Maar de gespecialiseerde fotoforen, die we vooral bij inktvissen en vissen aantreffen, of de afscheiding van een lichtgevend stof, die in het water verspreid wordt, moeten zeker van belang zijn voor dieren welke in het duister leven. Helaas weten wij niet hoe deze dieren het licht waarnemen en of ze dezelfde kleuren zien als wij. De verschillende stralen, die het zonnenspectrum

vormen, hebben niet allemaal hetzelfde doordringingsvermogen in water. De rode stralen dringen nauwelijks dieper dan 100 meter door, de groene stralen bereiken nog geen 500 m. Op deze diepte werken de blauwe stralen nog in op een fotografische plaat, maar slechts enkele violette stralen dringen tot meer dan 1000 meter door. Voor het menselijk oog is een rood voorwerp reeds zwart op een diepte van 30 meter. In de waterlagen tussen de zeeoppervlakte en een diepte van 500 meter zijn veel jonge vissen en andere zeedieren doorschijnend, zilverachtig, of blauw. Op een diepte van 500 tot 750 meter zijn de vissen meestal zwart, schaaldieren rood. In de warme oceanische wateren hebben de pelagische vissen, die in de bovenste 500 meter leven, vaak lichtorganen en ogen die telescopisch, gesteeld, of zeer groot zijn. Beneden de 750 meter nemen de afmetingen van die ogen af naarmate de diepte toeneemt en beneden de 1500 meter zijn deze vissen vaak blind. De diepzeevissen welke op de bodem leven, hebben doorgaans grote ogen maar zelden lichtorganen.

De verbetering van de bathyscafen zal het wellicht in de toekomst mogelijk maken enkele van de problemen op het gebied van de bioluminescentie der diepzee dieren tot een oplossing te brengen.

BIBLIOGRAFIE

- BEEBE, W., 1934, Half mile down. (The National Geographic Magazine, vol. LXVI, pp. 661-704).
 BEEBE, W., 1935, Half mile down. (Ed. John Lane The Bodley Head, London).
 BRAUER, A., 1906-1908, Die Tiefsee-Fische. (Deutsche Tiefsee-Expedition 1898-1899, Bd. XV).
 CHUN, C., 1910, Die Cephalopoden, I. Teil: Oegopsida. (Deutsche Tiefsee-Expedition 1898-1899, Bd. XVIII).
 HARVEY, E. Newton, 1940, Living Light. (Princeton University Press, Princeton).
 HARVEY, E., Newton, Bioluminescence. (Academic Press Inc., Publishers, New York).
 HUTH, W., 1913, Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassicolle. (Archiv für Protistenkunde, Bd. XXX, pp. 1-124).
 MURRAY, J. & HJORT, J., 1912, The depths of the ocean. (Macmillan & Co., London).
 VERHAEGHE, 1848, Recherches sur la cause de la phosphorescence de la mer, dans les parages d'Ostende. (Mémoires couronnés et Mémoires des savants étrangers, publiés par l'Académie royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique, t. XXII, 31 pp.).